Caldasia 19(3): 465-478

ANALISIS PANBIOGEOGRAFICO DE LA FLORA DE CHIRIBIQUETE, COLOMBIA

Rocío Cortés-B.

Herbario Forestal, Universidad Distrital "Francisco José de Caldas", Apartado 20305, Bogotá, Colombia. CElect: rcortes@udistrital.edu.co

Pilar Franco-R.

Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá, Colombia. CElect: pifranco@ciencias.ciencias.unal.edu.co

Resumen

Se analizaron las relaciones históricas de la flora de la Sierra de Chiribiquete utilizando el enfoque panbiogeográfico. El método de compatibilidad de trazos produjo 176 cliques (trazos generalizados). El más largo incluyó los trazos individuales de 15 especies y une Chiribiquete con las regiones Guayana y Amazonia. Cliques de menor longitud (de 14 especies), muestran relaciones adicionales con el Escudo Brasileño, los Andes, el Chocó, los Llanos Orientales colombianos y Centroamérica. Las áreas mejor relacionadas históricamente con la Sierra de Chiribiquete fueron la Mesa de Araracuara, el complejo Circasia-Yambí-Macú en Colombia y la Penillanura del Casiquiare en Venezuela. Los trazos generalizados sugieren que el origen de la flora de la Sierra es muy antiguo y que está íntimamente relacionado con la geología del Escudo Guayanés.

Palabras clave: flora, Guayana colombiana, panbiogeografía, Chiribiquete.

Abstract

The historical relationships of the Sierra de Chiribiquete were studied using the panbiogeographical approach. The compatibility tracks method produced 176 cliques (generalized tracks). The largest included the individual tracks of 15 species and links Chiribiquete to the Guayana region and Amazonia. Cliques of 14 species link additional regions such as Brazilian Shield, Andes, Chocó, Colombian Llanos Orientales and Central America. The Mesa de Araracuara, the Circasia-Yambí-Macú complex in Colombia and the Peneplains of Casiquiare in Venezuela showed a better historical relationship with the Sierra de Chiribiquete. The generalized tracks suggest that the origin of the Chiribiquete flora is very old and is related to the geology of the Guayanan shield.

Key words: Colombian Guayana, flora, panbiogeography, Sierra de Chiribiquete.

Introducción

La biogeografía histórica ha desarrollado los conceptos y métodos para estudiar la historia y la evolución de la biota a partir de la distribución actual de los organismos. En ausencia de barreras geográficas, los organismos amplían su distribución y al presentarse eventos geológicos que fraccionen el área de distribución se produce divergencia evolutiva, que frecuentemente conduce a especiación (Croizat 1958). Según Croizat (op. cit.) espacio, tiempo y forma están relacionados y evolucionan juntos. Esta propuesta restó importancia al papel de la dispersión a través de barreras y dio peso a la división de las áreas ancestrales (Espinosa & Llorente 1991, Morrone & Crisci 1990). Para darle un soporte matemático al análisis panbiogeográfico Page (1987) y Craw (1989) propusieron el método de compatibilidad de trazos.

La región fitogeográfica de la Guayana hace parte del Escudo Guayanés y muestra particularidades únicas en cuanto a su geología, flora y fauna. Fue subdividida en cuatro provincias: Oriental, Central, Pantepui y Occidental (Huber 1994, Berry et al. 1995). La Guayana colombiana hace parte de la provincia Occidental y está representada por el conjunto de cerros, sierras, serranías y sabanas que se encuentran entre los ríos Guaviare y Caquetá. Entre los sistemas montañosos sobresalen la Sierra de Chiribiquete, la Serranía de la Macarena, la Mesa de Araracuara, la Serranía de Taraira, el complejo Circasia-Yambí-Macú y la Serranía de Naquén.

La Sierra de Chiribiquete constituye la zona más extensa y de más difícil exploración debido a su localización y geomorfología. De las primeras expediciones a la Sierra (Schultes 1945a) resultaron nuevas especies y nuevos registros que se adicionaron a la flora de la Amazonia colombiana (Schultes 1944 a, b, c, d,1945b, 1946, 1949 a, b, c, 1950, 1951, 1953, 1955). Recientemente han aparecido otras contribuciones que han incrementado el conocimiento sobre la flora y fauna de la Guayana colombiana (Fuertes 1992, Arbelaez 1993, Cardiel 1993, Estrada & Fuertes 1993, Duivenvoorden & Cleef 1994, Córdoba 1995, Rangel et al. 1995a, 1995b, Sastre 1995, Stiles 1995, 1996, Stiles et al. 1995, Cortés 1996). Con base en la información existente se planteó hacer un análisis panbiogeográfico de la flora de Chiribiquete para conocer las relaciones históricas de esta región con las demás áreas del Escudo Guayanés y otras regiones de América.

Generalidades del área de estudio

La Sierra de Chiribiquete es un sistema montañoso que hace parte del Parque Nacional Natural Chiribiquete ubicado entre 0° 01'y 1° 35' N y 72° 15' y 73° 21' W; posee un área de 1'280.000 ha (Hernández et al. 1995). La Sierra se divide en tres regiones: el macizo norte, en donde se presentan las mayores elevaciones (820-840 m); el macizo central, con alturas que oscilan entre 350 y 600 m y finalmente las Mesas de Iguaje, cuyas alturas no sobrepasan los 400 m (Estrada & Fuertes 1993). Hace parte de la formación Araracuara (Huguett et al. 1979), que es equivalente a la formación Matauí del grupo Roraima (Galvis 1993). Las unidades litológicas incluyen rocas del Precámbrico tardío, del Paleozoico y del Cenozoico, sobre las cuales se depositaron las areniscas de Chiribiquete que son de cuarzo de grano fino, muy porosas y permeables (Galvis 1993).

El tipo de vegetación dominante corresponde a las sabanas casmófitas de Cuatrecasas (1958). Las comunidades vegetales que se han descrito incluyen los herbazales de *Vellozia phantasmagorica*, los matorrales de *Bonnetia martiana* con *Tepuianthus savannensis* y *Euphronia hirtellioides*, los bosques de *Swartzia* sp. y *Micrandra spruceana* y los bosques pantanosos de *Euterpe catinga* y *Rapatea elongata* (Estrada & Fuertes 1993, Rangel et al. 1995a, b).

Materiales y Métodos

Para el análisis panbiogeográfico se utilizó el método de compatibilidad de trazos (Craw 1989) que relaciona las especies con su distribución geográfica. Se trabajó con la distribución de 104 especies (Tabla 1) pertenecientes a las familias Araliaceae (1), Asteraceae (4), Bromeliaceae (11), Cyperaceae (12), Cyrillaceae (1), Ericaceae (1), Euphorbiaceae (17), Ochnaceae (9), Rapateaceae (1), Rubiaceae (25), Rutaceae (1), Sapotaceae (5), Tepuianthaceae (1), Theaceae (2), Velloziaceae (2), Vochysiaceae (2) y Xyridaceae (9). En estas familias se encuentran las especies dominantes de las comunidades vegetales descritas para la región (Rangel et al. 1995a, b).

Las áreas geográficas se definieron con base en los mapas disponibles para un total de 117, repartidas así: 30 en Colombia; según el mapa de regiones geográficas (IGAC 1989), la región amazónica se subdividió tomando como base la cartografía del proyecto PRORADAM (IGAC 1979); 27 en Venezuela con base en el Mapa de Vegetación de Venezuela (Huber & Alarcón 1988); 13 en las Guayanas; para la Guayana Francesa se tuvo en cuenta el mapa De Granville (1982) y para Guyana y Surinam se usó la delimitación de Prance (1978); 4 en Perú con base en el mapa de Brako & Zarucchi (1993); 18 en Brasil, 3 en Ecuador y 4 en Bolivia con base en la clasificación de Hueck (1978). Por último, 18 áreas adicionales se denominaron con el nombre de los respectivos países (Tabla 2). Cada área se identificó en el mapa por un punto donde confluían la mayor parte de las especies.

Para obtener los datos sobre la distribución de las especies se revisó la colección del Herbario Nacional Colombiano (COL), así como las floras, catálogos y demás publicaciones en las que se registra información sobre distribución geográfica de las especies.

Se preparó una matriz básica de presencia-ausencia de especies contra áreas (ver Anexo 1). La matriz se analizó utilizando el programa Clique del paquete Phylip (Felsenstein 1986). Se determinó el número total de cliques, se estableció la longitud de cada uno de acuerdo con el número de trazos individuales involucrados. Los cliques de mayor longitud, corresponden a los trazos generalizados. Los trazos se dibujaron uniendo los puntos por la mínima distancia en el mapa utilizado para Flora Neotrópica. Unas 63 áreas aparecieron en cada uno de estos trazos (Fig. 1).

Resultados

Se obtuvieron 175 cliques (trazos generalizados) que incluyeron desde 9 hasta 15 especies. El trazo generalizado de mayor longitud (Fig. 2) incluyó los trazos individuales de 15 especies: *Amanoa cupatensis, Apodandra corniculata, Archytaea triflora, Calea yuruparina, Cinchona henleana, Conceveiba guianensis, Croton chiribiquetensis, Croton scutatus, Gavarretia terminalis, Navia garciabarrigae, Navia graminifolia, Platycarpum orinocense, Rhytidanthera splendida, Scleria comosa* y *Xyris wurdackii*. Conecta la Sierra de Chiribiquete con las provincias occidental, central y oriental de la región Guayana y con la Amazonia ecuatoriana, peruana, colombiana y brasileña; en ésta última se extiende hasta la región de Acre.

Los siguientes 22 cliques incluyeron 14 trazos individuales, en los cuales se mantiene un núcleo básico que reúne 4 áreas de la provincia Guayana occidental: Chiribiquete, la Mesa de Araracuara, el complejo Circasia Yambí-Macú y la Penillanura del Casiquiare. Cuatro de éstos tienen un comportamiento similar y son trazos de menor extensión (Fig. 3a); siete trazos tienen un diseño más complejo y recorren una extensión mayor (Fig. 3b), uniendo la Sierra de Chiribiquete con el escudo brasileño (Campos Cerrados) y con Centroamérica, atravesando la Cordillera de los Andes. En Colombia llegan al Chocó y los Llanos Orientales. En estos trazos aparecen otras regiones de la Guayana colombiana tales como La Macarena, la Mesa de la Lindosa, las sabanas del Yarí, la Serranía de Naquén etc. Un trazo pasa directamente de las Guayanas hasta la región de los ríos Xingú y Tapajós en Brasil (Fig. 4a), y otro que une la Sierra de Chiribiquete con áreas de la provincia Guayana occidental y recorre la cuenca del Amazonas hasta llegar al delta (Fig. 4b).

Discusión

Todos los trazos generalizados pasan por la Mesa de Araracuara y la mayoría por el complejo Circasia-Yambí- Macú y la Penillanura del Casiquiare, lo cual sugiere una fuerte relación de éstas áreas con Chiribiquete. Araracuara y Chiribiquete pertenecen a la formación Araracuara y constituyen un continuo biogeográfico que se refleja en las afinidades de sus respectivas floras (Cleef & Duivenvoorden 1994). Las relaciones de Chiribiquete con otras regiones de la Guayana aparecen en muchos de los trazos generalizados de menor longitud (Figs. 4 y 5) demostrando las afinidades entre ellas.

El trazo generalizado de mayor longitud atraviesa la región Guayana de oriente a occidente reflejando una fuerte conexión histórica entre las diferentes

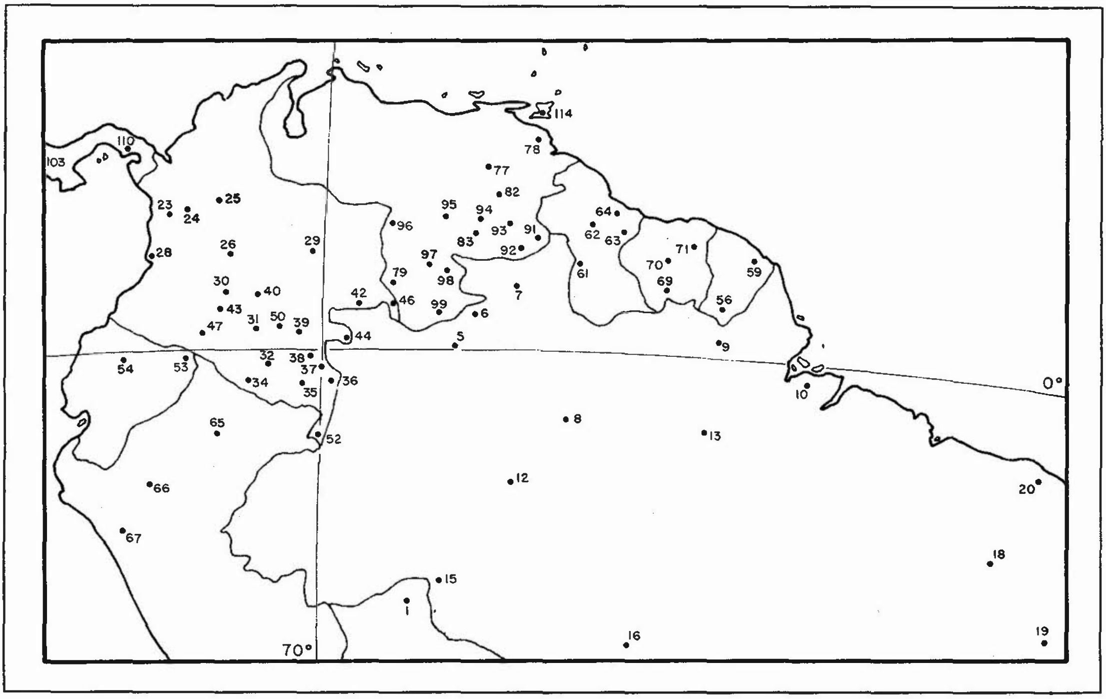
114
78
77
110
103
82
25
23
24
95
94
64
96
93
91
62
63
26
29
28
83
92
71
97
70
59
79
98
61
69
30
40
7
42
46
99
56
43
6
31
50
39
47
44
5
9
32
38
54
53
37
34
36
35
10
0°
65
8
52
13
66
12
20
67
18
15
1
16
19
70°

Figura 1. Areas que hacen parte de los trazos generalizados.

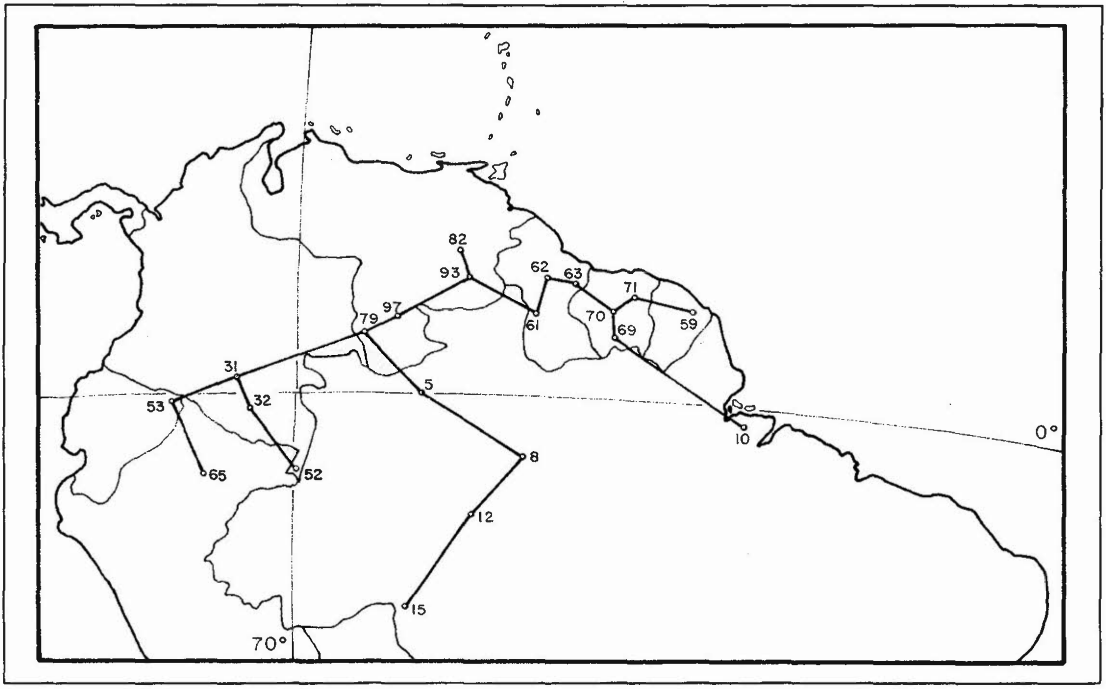
82
93
62
63
71
97
79
70
59
61
69
31
32
5
53
10
0°
8
65
52
12
15
70°

Figura 2. Trazo generalizado de mayor longitud que incluye los trazos individuales de 15 especies.

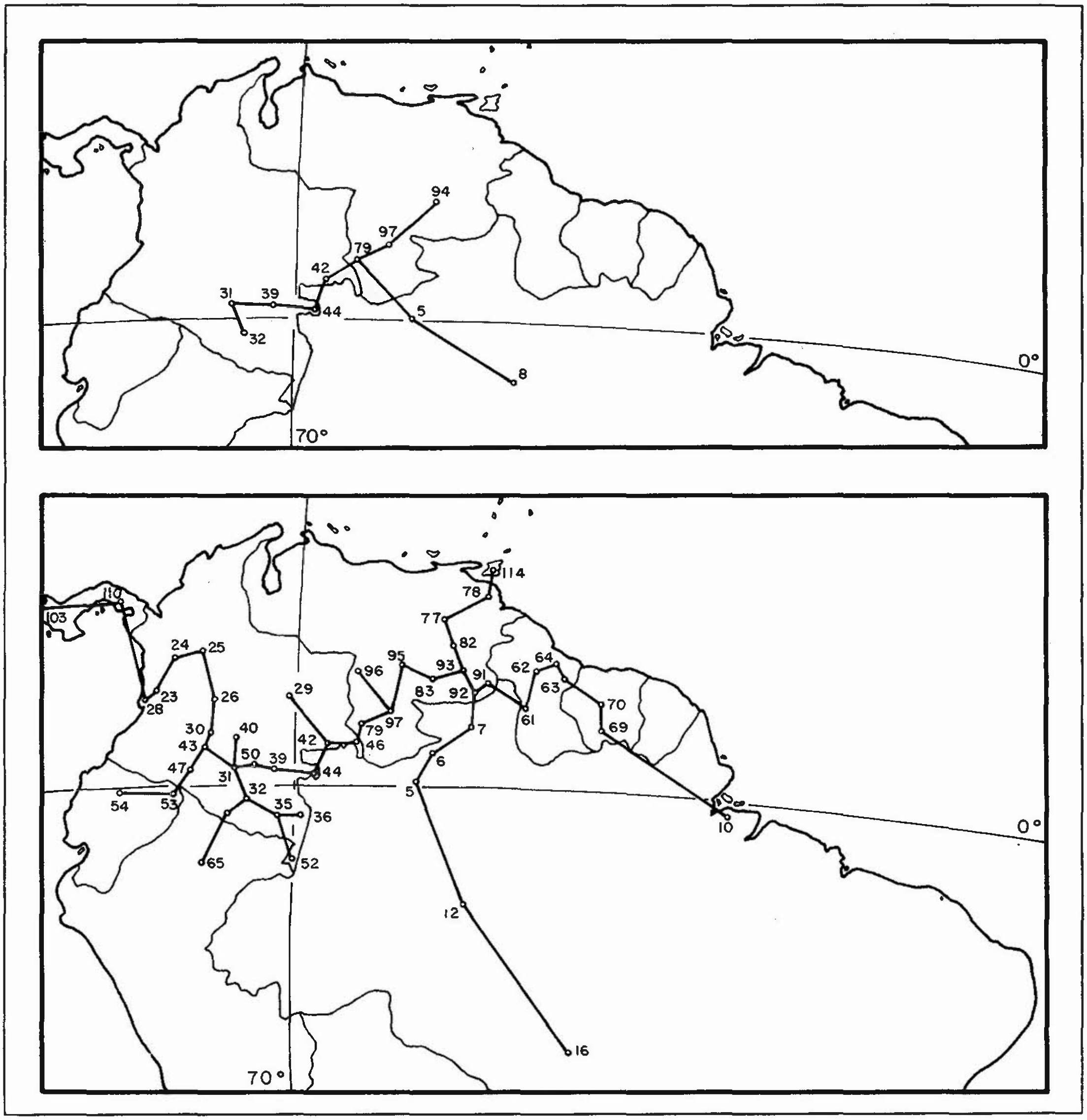
94
97
79
42
31
39
44
32
5
8
0°
70°
114
78
77
82
110
103
24
25
95
93
96
62
64
63
23
28
26
29
83
92
91
70
61
69
30
40
43
97
79
46
42
7
50
39
47
44
6
31
32
5
54
53
35
36
1
10
0°
65
52
12
16
70°

Figura 3. a. Trazo generalizado de menor extensión que incluye los trazos individuales de 14 especies. **b.** Trazo generalizado que incluye los trazos individuales de 14 especies, que muestra las conexiones de Chiribiquete con los Andes, el Chocó, Centroamérica y el Escudo Brasileño.

provincias en que se ha subdividido ésta (Huber 1994, Berry et al. 1995). La historia geológica del Escudo Guayanés parece ser la principal causa de las relaciones que se presentan al interior del mismo. Entre los eventos que condujeron la región a su conformación actual y que fragmentaron las áreas de distribución de las poblaciones ancestrales, podemos mencionar los dos levantamientos que se presentaron al principio y al final del Terciario y la erosión que se produjo posteriormente (Simpson 1979).

La relación que existió entre la región Guayana y la Amazonía ayudaría a explicar los trazos genera-

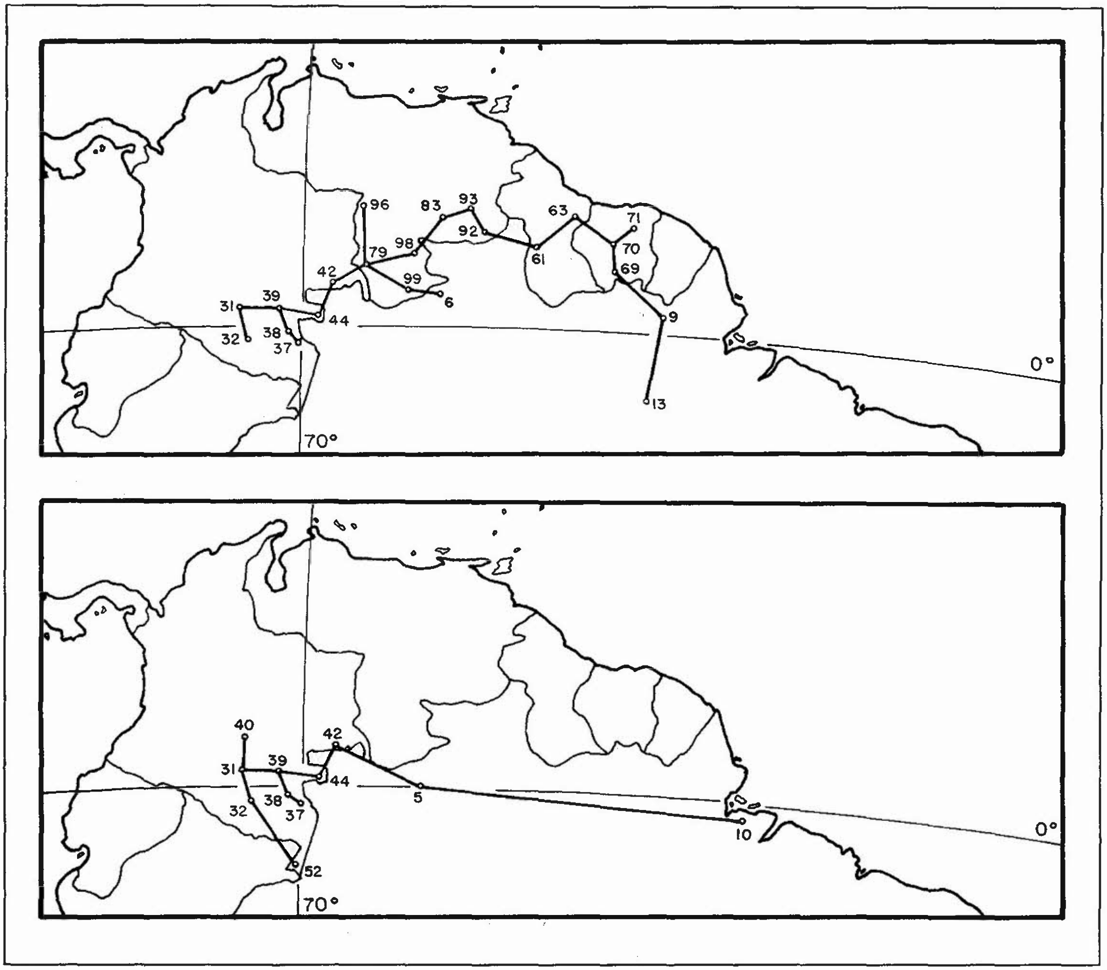

Figura 4. a. Trazo generalizado que incluye los trazos individuales de 14 especies que alcanza las regiones de los ríos Xingú y Tapajos en Brasil. **b.** Trazo generalizado que incluye los trazos individuales de 14 especies que recorre la cuenca del Amazonas.

lizados que de manera recurrente unen estas dos grandes regiones. Hasta el Mioceno temprano el río Amazonas corría en dirección este-oeste y su principal fuente de sedimentos era el Escudo Guayanés (Hoorn 1994). Se ha postulado además que la flora amazónica se origina a partir de los Escudos Guayanés y Brasileño (Prance 1978).

Los trazos generalizados que unen la Sierra de Chiribiquete y la región de los Campos Cerrados brasileños podría explicarse por la conexión que existió entre los Escudos Guayanés y Brasileño, la cual fue interrumpida por la fractura que sufrió la corteza oceánica en el cuenca del río Amazonas (Gibbs & Barron 1983, Schubert 1995). Croizat (1976) señaló numerosos ejemplos de plantas y animales que en la actualidad presentan una distribución disyunta entre los Escudos Guayanés y Brasileño, los cuales corroboran esta hipótesis.

La conexión entre la Sierra de Chiribiquete, el Chocó y Centroamérica puede estar relacionada con la existencia de una flora común entre el Escudo Guayanés y las islas que hoy comprenden la

Tabla 1. Lista de las especies utilizadas en el análisis panbiogeográfico.

ARALIACEAE
1. *Schefflera yapurensis* (Mart. Zucc. ex March.) Harms
ASTERACEAE
2. *Calea abelioides* Blake
3. *Calea yuruparina* Cuatrec.
4. *Chromolaena tyleri* (B.L.Rob.) R.M.King & H. Rob.
5. *Gongylolepis martiana* (Baker) Steyerm. & Cuatrec.
BROMELIACEAE
6. *Aechmea chantinii* (Carrière) Baker
7. *Navia acaulis* Mart. ex Schult. f.
8. *Navia caulescens* Mart. ex Schult. f. var. *caulescens*
9. *Navia garcia-barrigae* L. B. Sm.
10. *Navia graminifolia* L.B. Sm.
11. *Navia heliophila* L.B. Sm.
12. *Pepinia patentiflora* (L.B. Sm.) G.S. Varad. & Gilmartin
13. *Puya floccosa* (Linden) E. Morren ex Mez var. *floccosa*
14. *Tillandsia flexuosa* Sw.
15. *Vriesea chontalensis* (Baker) L.B.Sm.
16. *Vriesea chrysostachys* E. Morren var. *stenophylla* L.B. Sm.
CYPERACEAE
17. *Cephalocarpus rigidus* Gilly
18. *Diplacrum longifolium* (Griseb.) C.B. Clarke
19. *Diplasia karataefolia* L.C. Rich
20. *Eleocharis minima* Kunth
21. *Everardia montana* Ridl. ssp. *glaucifolia* (Gilly) T. Koyama & Maguire
22. *Lagenocarpus pendulus* T. Koyama
23. *Lagenocarpus rigidus* Nees
24. *Lagenocarpus verticillatus* (Sprengel) T. Koyama & Maguire
25. *Rhynchospora barbata* (Vahl) Kunth
26. *Scleria comosa* (Nees) Standl.
27. *Scleria grandis* Core
28. *Scleria stipularis* Nees
CYRILLACEAE
29. *Cyrilla racemiflora* L.
ERICACEAE
30. *Vaccinium euryanthum* A.C.Sm.
EUPHORBIACEAE
31. *Adenophaedra grandifolia* (Klotzsch) Müll.Arg.
32. *Alchorneopsis floribunda* (Benth.) Müll. Arg.
33. *Amanoa cupatensis* Huber
34. *Amanoa oblongifolia* Müll.Arg.
35. *Apodandra corniculata* Cardiel
36. *Conceveiba guianensis* Aubl.
37. *Croton chiribiquetensis* Cardiel
38. *Croton scutatus* P. E. Berry
39. *Gavarretia terminalis* Baill.
40. *Hevea nitida* Mart. ex Müll.Arg.
41. *Hyeronima oblonga* (Tul.) Müll.Arg.
42. *Mabea speciosa* Müll.Arg.
43. *Mabea subsessilis* Pax & K. Hoffm.
44. *Micrandra spruceana* (Baill.) R.E. Schult.
45. *Phyllanthus adenophyllus* Müll.Arg.
46. *Plukenetia penninervia* Müll.Arg.
47. *Senefelderopsis chiribiquetensis* (R.E. Schult. & Croizat) Steyerm.
OCHNACEAE
48. *Cespedesia spathulata* (Ruiz & Pav.) Planch.
49. *Ouratea chiribiquetensis* Sastre
50. *Ouratea gonzalezii* Sastre
51. *Ouratea pintoii* Sastre
52. *Rhytidanthera splendida* (Planch). Van Tacghem
53. *Sauvagesia erioclada* Maguire & Phelps
54. *Sauvagesia fruticosa* Mart. & Zucc.
55. *Sauvagesia guianensis* (Eichler) Sastre subsp. *araracuarensis* Sastre
56. *Wallacea insignis* Spruce ex Benth.
RAPATEACEAE
57. *Cephalostemon squarrosum* Link
RUBIACEAE
58. *Amaioua guianensis* Aubl.
59. *Cinchona amazonica* Standl.
60. *Cinchona henleana* Karst.
61. *Duroia hirsuta* (Poepp.) Schum.
62. *Faramea capillipes* Müll. Arg.
63. *Ferdinandusa sprucei* K. Schum.
64. *Ixora intensa* Krause
65. *Ladenbergia lambertiana* (Mart.) Klotzsch
66. *Malanea sarmentosa* Aubl.
67. *Pagamea coriacea* Spruce ex Benth.
68. *Pagamea montana* Gleason & Standl.
69. *Palicourea guianensis* Aubl.
70. *Palicourea triphylla* DC.
71. *Palicourea virens* (Poepp.) Standl.
72. *Perama galioides* (H.B.K.) Poir.
73. *Platycarpum orinocense* Humb. & Bonpl.
74. *Psychotria astrellantha* Wernham
75. *Psychotria cordifolia* H.B.K.
76. *Psychotria deflexa* DC.

Continuación Tabla 1.

77. *Psychotria egensis* Müll.Arg.
78. *Psychotria poeppigiana* Müll.Arg.
79. *Psychotria variegata* Steyerm.
80. *Remijia macronembia* (Mart.) Wedd.
81. *Rudgea krukovii* Standl.
82. *Schizocalyx bracteosa* Wedd.

RUTACEAE

83. *Decagonocarpus cornutus* Cowan

SAPOTACEAE

84. *Chrysophyllum pomiferum* (Eyma) W. Penn.
85. *Micropholis guyanensis* (A. DC.) Pierre
    subsp. *guyanensis*
86. *Micropholis guyanensis* (A. DC.) Pierre
    subsp *duckeana* (Baehni) W. Penn.
87. *Micropholis venulosa* (Mart. & Eichler) Pierre
88. *Pouteria torta* (Mart.) Radlk.

TEPUIANTHACEAE

89. *Tepuianthus savannensis* Maguire & Steyerm.

THEACEAE

90. *Archytaea triflora* Mart.
91. *Bonnetia martiana* Maguire

VELLOZIACEAE

92. *Vellozia litophila* R.E. Schult.
93. *Vellozia phàntasmagorica* R.F.. Schult.

VOCHYSIACEAE

94. *Euphronia hirtelloides* Mart. ex Mart.
95. *Vochysia obscura* Warm.

XYRIDACEAE

96. *Abolboda grandis* Griseb. var. *grandis*.
97. *Abolboda macrostachya* Spruce ex Malme
    var. *macrostachya*.
98. *Abolboda pulchella* H. & B.
99. *Xyris esmeraldae* Steyerm.
100. *Xyris lacerata* Pohl ex Seub.
101. *Xyris lomatophylla* Mart.
102. *Xyris paraensis* Poepp. ex Kunth
    var. *longiceps* (Malme) L.B.Sm. & Downs
103. *Xyris savannensis* Miq.
104. *Xyris wurdackii* Maguire & L.B.Sm.
    subsp. *caquetensis* Maguire & L.B.Sm.

región ístmica, durante el Mioceno y el Plioceno temprano, que se fragmentó por el levantamiento de la Cordillera de los Andes. Esta hipótesis fue sugerida por varios autores (Balslev & Mori 1981, Gentry 1982) quienes encontraron afinidades florísticas entre el oriente panameño, el Chocó colombiano y las tierras altas de la Guayana.

Los trazos que unen la Sierra con la región del río Magdalena, sector que es anterior al levantamiento de la Cordillera Oriental muestran la importancia de esa región como uno de los principales nudos biogeográficos de Sur América (Croizat 1976). En el Mioceno medio el valle del río Magdalena actual hizo parte de un sistema fluvial que corría de la Cordillera Central al escudo Guayanés (Hoorn 1994). En la avifauna de Chiribiquete, Stiles (1996) identificó patrones de distribución similares en especies de *Chlorostilbon* (Aves, Trachilidae).

En resumen, el origen de la flora de Chiribiquete es sin duda muy antiguo y está relacionado con la geología del Escudo Guayanés. Los trazos generalizados indican que la Sierra de Chiribiquete estuvo en contacto con los escudos Guayanés y Brasileño, que son las áreas más antiguas de Sur América. También parece que estuvo en contacto con partes muy antiguas de la región preandina del norte de Colombia (Chocó y región del Magdalena). Los cambios climáticos del Pleistoceno tuvieron importancia en la medida en que pusieron en contacto una flora fragmentada, al favorecer la expansión de varios tipos de vegetación como las sabanas, catingas y cerrados dominantes en las áreas remanentes del Escudo Guayanés (Absy & Van der Hammen 1976, Bigarella & De Andrade-Lima 1982, Salgado-Labouriau 1982, Van der Hammen 1982, Schubert 1988, Cleef & Duivenvoorden 1994), pero no se puede pensar que éste sea el único factor ni el más importante en la biogeografía histórica de la Sierra de Chiribiquete.

Agradecimientos

El trabajo de campo se realizó con el apoyo económico de la Agencia Española de Cooperación In-

Tabla 2. Lista de áreas utilizadas en el análisis panbiogeográfico, en negrita las que hacen parte de los trazos generalizados.

BOLIVIA:
1: Zona de Acre y Reg. de Beni y Mamoré
2: Zona de Piedemonte
3: Vertiente Andina
4: Región Andina
BRASIL:
5: Alto Río Negro
6: Complejo Imerí-Neblina
7: Complejo Parima-Paracaima
8: Reg. de los Ríos Branco y Trombetas
9: Reg. de los Ríos Parú y Jarí
10: Delta del Amazonas
11: Hilea occidental
12: Reg. de los Rios Madeira y Purus
13: Reg. de los Rios Xingú y Tapajos
14: Reg. de los R. Tocantins y Gurupí
15: Acre y Beni, Manoré y Guaporé
16: Reg. de los Campos Cerrados
17: Reg. de los Palmares
18: Catinga Amazónica
19: Reg. Costera
20: Reg. Litoral
21: Bosques Subtropicales
22: Bosques de Araucaria
COLOMBIA:
23: Cordillera Occidental
24: Cordillera Central
25: Región del Magdalena
26: Cordillera Oriental
27: Región Caribe
28: Chocó
29: Llanos Orientales
30: Serranía de La Macarena
31: Sierra de Chiribiquete
32: Mesa de Araracuara
33: Bajo Río Mesay
34: La Chorrera
35: Santa Isabel
36: Cerro Yupatí
37: Serranía de Taraira
38: Cerro Las Golondrinas
39: Complejo Circasia-Yambí-Macú
40: Mesa La Lindosa
41: Serranía de Caranacoa
42: Serranía de Naquén
43: Sabanas del Yarí
44: Sabanas Boscosas del Vaupés
45: Sabanas Arbustivas del Guainía
46: Sabanas Boscosas del Río Negro
47: Bosque alto W Amazónico
48: Bosque bajo N Amazónico
49: Bosque alto N-E Amazónico
50: Bosque alto S-E Amazónico
51: Bosque alto E del Igará-Paraná
52: Bosque alto S Amazónico
ECUADOR:
53: Selva Amazónica
54: Vertiente Andina
55: Bosque pluvial del pacífico
GUIANA FRANCESA:
56: Reg. de los Ríos Oyapock y Marouini
57: Reg. del Río Approuague
58: Reg. de los Ríos Sinnamary y Mana
59: Reg. Costera
GUYANA:
60: Complejo Kamoa-Amukú
61: Complejo Kanuku-Pakaraima
62: Reg. de los Ríos Cuyuní-Essequibo
63: Norte de los Ríos Demerara y Berbice
64: Región Costera
PERU:
65: Selva Amazónica
66: Región Andina I
67: Región Andina II
68: Región Costera
SURINAM:
69: Complejo Tafelberg-Wilhelmina G.
70: Región de Brownsberg
71: Savanas de Zanderij
72: Región Costera
VENEZUELA:
73: Depresión de Maracaibo
74: Llanos Centrales Altos
75: Llanos de Apure
76: Llanos Occidentales
77: Llanos de Monagas
78: Planicie Deltaica y Cenagosa
79: Penillanura del Casiquiare
80: Sistema de colinas Lara-Falcón
81: Piedemonte Nor-Occidental
82: Piedemonte Nor-Oriental
83: Penillanura del Alto Paragua

Continuación Tabla 2.

84: Sierra de Perijá
85: Cordillera de los Andes
86: Sierra San Luis y Cerro Santa Ana
87: Serranía del Litoral
88: Serranía del Interior
89: Macizo de Turimiquire
90: Península de Paria
91: Tepuyes Orientales (Roraima-Ilu)
92: Gran Sabana
93: Caroní (Ptari-Auyán-Chimantá)
94: Guaiquinima
95: Jaua-Maigualida
96: Tepuyes Nor-Occidenta. (Yaví-Sipapo)
97: Tepuyes Centro-Merid. (Parú-Duida)
98: Sierra Parima
99: Tepuyes Meridionales(Vinilla-Neblina)
100: Argentina
101: Bahamas
102: Belize
103: Costa Rica
104: Guatemala
105: India
106: Jamaica
107: Leeward Island
108: México
109: Nicaragua
110: Panamá
111: Paraguay
112: Puerto Rico
113: República Dominicana
114: Trinidad
115: Tobago
116: U.S.A.
117: Windward Islands

ternacional, el INDERENA y la Universidad Nacional de Colombia. Agradecemos a J. J. Morrone y R. Miranda por su asesoría. O. Rangel, R. Bernal, J. Betancur y P. Berry hicieron valiosos comentarios al manuscrito y J.C. Pinzón dibujó los mapas. También agradecemos a los botánicos que participaron en la colección del material vegetal: C. Barbosa, J. Betancur, S. Castroviejo, J.M. Cardiel, M. Córdoba, J. Estrada, J. Fuertes, G. Galeano, F. González, P. Palacios, J. Pedrol, O. Rangel, J. Rodríguez, M. T. Tellería y M.Velayos, y a los especialistas que identificaron las especies: J. Betancur, S. Díaz, O. Huber, J. Luteyn, L. E. Mora, J. C. Murillo, C. Sastre y Ch. Taylor.

Literatura citada

Absy, M. L. & T. Van der Hammen. 1976. Some paleoecological data from Rondonia, southern part of the Amazon basin. Acta Amazônica 6:293-299.

Arbeláez, M.V. 1993. Flórula y ecología de una sabana sobre un afloramiento rocoso en la formación de Araracuara-Caquetá. Tesis. Departamento de Biología, Universidad de Antioquia, Medellín.

Baslev, H. & S. Mori. 1981. *Qualea amapaensis* (Vochysiaceae), a new and phytogeographically interesting species from Brazil. Brittonia 33:5-8.

Berry, P., O. Huber & B. K. Holst. 1995. Floristic Analysis and Phytogeography. Págs 161-191 *en:* P. Berry et. al. (eds.). *Flora of the Venezuelan Guayana*, Vol. 1. Missouri Botanical Garden. San Luis.

Bigarrella, J. J. & D. De Andrade-Lima. 1982. Paleoenviromental changes in Brazil. Pages 27-40 en: G. T. Prance (ed.). *Biological Diversification in the tropics*. Columbia University Press, Nueva York.

Brako, L. & J. Zarucchi. 1993. *Catálogo de las Angiospermas y Gimnospermas del Perú*. Monographs in Systematic Botany. 45:1-1286.

Cardiel, J. M. 1993. Estudios botánicos en la Guayana colombiana, III. Dos nuevas Euphorbiaceae de la Sierra de Chiribiquete. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 18: 469-474.

Cleef, A. M. & J. F. Duivenvoorden. 1994. Phytogeographic analysis of a vascular species sample from the Araracuara sandstone plateau, Colombian Amazonia. Mém. Soc. Biogeogr. (3eme serie) IV:65-81.

CÓRDOBA, M. Caracterización florístico-estructural y biotipológica de la vegetación en dos tipos de bosque en la parte central de la Serranía de Naquén (Departamento del Guanía). Tesis de grado. Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia.

CORTÉS, R. 1996. Estudio florístico y análisis panbiogeográfico de la Sierra de Chiribiquete. Tesis de Magister. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

CRAW, R. C. 1989. Quantitative panbiogeography; introduction to methods. New Zealand Journal of Zoology 16: 485-494.

CROIZAT, L. 1958. *Panbiogeography*. Editada por el autor, Caracas.

CROIZAT, L. 1976. *Biogeografía analítica y sintética (Panbiogeografía) de las Américas*. Vol I-II. Biblioteca Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, vol. 16. Caracas.

CUATRECASAS, J. 1958. Aspectos de la vegetación natural de Colombia. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales 10:221-268.

DE GRANVILLE, J. J. 1982. Rain forest and xeric flora refuges in French Guiana. Págs. 159-181 *en:* G. T. Prance (ed.). *Biological diversification in the tropics*. Columbia University Press, New York.

DUIVENVOORDEN, J. F. & A. M. CLEEF. 1994. Amazonian savanna vegetation on the sandstone plateau near Araracuara, Colombia. Phytocoenologia 24:197-232

ESPINOSA, D. & J. LLORENTE. 1991. Biogeografía de la Vicarianza: Historia e introducción a los fundamentos y métodos. Págs. 39-95 *en:* J. Llorente (ed.). *Historia de la biogeografía: Centros de origen y vicarianza*. Universidad Autónoma de México. México.

ESTRADA, J. & J. FUERTES. 1993. Estudios Botánicos en la Guayana Colombiana, IV. Notas sobre la Vegetación y la Flora de la Sierra de Chiribiquete. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales 18(71): 483-497.

FELSENSTEIN, J. 1986. Clique Compatibility Program, PHYLIP. University of Washington, Seattle.

FUERTES, J. 1992. Estudios botánicos en la Guayana colombiana I. Una nueva especie de *Hibiscus* sección *Furcaria* (Malvaceae). Anales Jardín Botánico de Madrid 50: 65-72.

GALVIS, J. 1993. Estudio Geológico de la Sierra de Chiribiquete y zonas aledañas (Parque Nacional Natural Chiribiquete). Agencia Española de Cooperación Internacional. Bogotá, 16 p.

GENTRY, A. 1982. Phytogeographic patterns as evidence for a Chocó refuge. Págs. 112-136 *en:* G. T. Prance (ed.). *Biological Diversification in the tropics*. Columbia University Press, New York.

GIBBS, A. K. & C. N. BARRON. 1983. The Guiana Shield reviewed. Episodes 2:7-14.

HERNÁNDEZ, J., H. SÁNCHEZ, C. CASTAÑO & V. RODRÍGUEZ. 1995. Parque Nacional Natural Chiribiquete. Revista del Sistema de Parques Nacionales de Colombia 1: 2-6.

HOORN, M. C. 1994. Miocene palynostratigraphy and paleoenvironments of northwestern Amazonia: evidence for marine incursions and the influence of Andean tectonics. Ph.D. Thesis. Universidad de Amsterdam, Holanda.

HUBER, O. 1994. Recent Advances in the Phytogeography of the Guayana Region, South America. Mém. Soc. Biogéogr. (3éme série) IV: 53-63.

HUBER, O. & C. ALARCÓN. 1988. Mapa de vegetación de Venezuela. 1:2000.000. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables, The Nature Conservancy, Caracas.

HUECK, K. 1978. *Los bosques de Sudamérica. Ecología, composición e importancia económica.* GTZ. República Federal de Alemania.

HUGUETT, A., J. GALVIS & P. RUGE. 1979. Geología. Págs. 29-92 *En: Proyecto Radargramétrico del Amazonas PRORADAM.* Instituto Geográfico "Agustín Codazzi". Bogotá.

IGAC. 1979. *Proyecto Radargramétrico del Amazonas PRORADAM.* Instituto Geográfico "Agustín Codazzi". Bogotá.

IGAC. 1989. *Atlas básico de Colombia.* Subdirección de Geografía. Instituto Geográfico "Agustín Codazzi". Bogotá.

Morrone, J. J. & J. V. Crisci. 1990. Panbiogeografía: fundamentos y métodos. Evolución Biológica (Bogotá) 4:119-140.

Page, R. D. M. 1987. Graphs and generalized tracks: quatifiyng Croizat's panbiogeography. Systematic Zoology 36:1-17.

Prance, G. T. 1978. The origin and evolution of the Amazon flora. Interciencia 3(4): 207-221.

Rangel, J. O., M. Aguilar, H. Sánchez, P. Lowy, A. Garzón & L. A. Sánchez. 1995. Región de la Amazonía. Págs. 83-103 *en:* J. O. Rangel (ed.). *Colombia Diversidad Biótica I.* Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

Rangel, J. O., P. Franco, J. Betancur, 1995. La Serranía de Chiribiquete: un mosaico botánico para la ciencia. Revista del Sistema de Parques Nacionales de Colombia 1: 7-10.

Salgado-Laboriau, M. L. 1982. Climatic change at the Pleistocene-Holocene boundary. Págs. 74-77 *en:* G. T. Prance (ed.). *Biological Diversification in the tropics.* Columbia University Press, New York.

Sastre, C. 1995. Ocnáceas de las sierras de Chiribiquete y de la Macarena (Colombia). Consideraciones taxonómicas y fitogeográficas. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales 19 (74): 499-508.

Schubert, C. 1988. Climatic changes during the last glacial maximum in northern south America and the Caribbean: a review. Interciencia 13:128-137.

Schubert, C. 1995. Origin of the Gran Sabana in southeastern Venezuela: no longer a "lost world". Scientia Guaianae 5: 147-174.

Schultes, R. E. 1944 a. Plantae Austro-Americanae II. Caldasia 2:325-336.

Schultes, R. E. 1944 b. Plantae Colombianae VII. Caldasia 2:419-423.

Schultes, R. E. 1944 c. Plantae Colombianae VIII. Caldasia 3:23-32.

Schultes, R. E. 1944 d. Plantae Colombianae IX. Caldasia 3:121-130.

Schultes, R. E. 1945a. Glimpses of the little known Apaporis River in Colombia. Chronica Botanica 9: 123-127.

Schultes, R. E. 1945b. Plantae Colombianae X. Caldasia 3:247-254.

Schultes, R. E. 1946. Plantae Austro-Americanae III. Botanical Museum Leaflets 12:117-148.

Schultes, R. E. 1949 a. Plantae Austro-Americanae V. Botanical Museum Leaflets 13:261-292.

Schultes, R. E. 1949 b. Plantae Colombianae XI. Botanical Museum Leaflets 13:293-323.

Schultes, R. E. 1949 c. Plantae Colombianae XII. Botanical Museum Leaflets 14:21-47.

Schultes, R. E. 1950. Plantae Austro-Americanae VI. Botanical Museum Leaflets 14:109-135.

Schultes, R. E. 1951. Plantae Austro-Americanae VII. Botanical Museum Leaflets 15:29-78.

Schultes, R. E. 1953. Plantae Austro-Americanae VIII. Botanical Museum Leaflets 16:57-96.

Schultes, R. E. 1955. Plantae Colombianae XIII. Botanical Museum Leaflets 17:65-100.

Simpson, B. B. 1979. Quaternary biogeography of the high Montane regions of South America. Pags. 157-188 *en:* W. E. Duellmann (ed.), *The South American Herpetofauna: Its origin, evolution and dispersal.* Museum of Natural History, The University of Kansas, Monograph No. 7. Kansas.

Stiles, F.G. 1995. Dos nuevas subespecies de aves de la Serrania del Chiribiquete, departamento del Caquetá, Colombia. Lozania 66: 1-16.

Stiles, F.G. 1996. A new species of Emerald Hummingbird (Trochilidae, *Chlorostilbon*) from the Sierra de Chiribiquete, southeastern Colombia, with a review of the *C. mellisugus* complex. Wilson Bulletin 108:1-27.

Stiles, F. G. J. L. Telleria & M. Díaz. 1995. Observaciones sobre la composición, ecología y zoogeografía de la avifauna de la Sierra de Chiribiquete, Caquetá, Colombia. Caldasia 17:481-500.

Van Der Hammen, T. 1982. Paleoecology of tropical South America. Págs. 60-66 *en:* G. T. Prance (ed.). *Biological Diversification in the tropics.* Columbia University Press, New York. Apéndice 1: Lista de las especies utilizadas en el análisis panbiogeográfico.

Anexo 1. Matriz de áreas / especies usadas en el análisis panbiogeográfico.

anc	00000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000
1	00000000000000000011000010000000000000000000000000000000010000000000001000001001000001000000000000010010
2	00000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000010000000000000000000
3	00000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000
4	00000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000010000000000000000000
5	00000100000000000000000000000010011010011100110001000000000001000011010100100000001000001111000000010000000000
6	01000000000000000100010100000100000000000000000000000000000010000001000000111010001110000001010000000100000000
7	00000000000000100010100000100000010000000100000000000000000010000100010100011000001010000000000000000010000010
8	00001100000000000000000000100000010110010000000001000000000001010001010000011000000000000111100000001100100 1100
9	00000000000000000000000100000000000000000100000000000000000000000000010000000000000000100001000011100000000010100000
10	00000000000000000000000110000000010110001000000000000000000000000000000001000000100000000000000010000001100000000000100000
11	00000000000000000000000000000000000000000000000100000000000000000000000000000000000000000000000000000001110000000000000000
12	00000000000000000010000000000000000000000000010010000000000000000000000000000010110010000000100000000000011010001110000000000100000000000010
13	00000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000001001000000001000000010
14	00000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000001101000000000000000000
15	00000100000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000001000000000000000000000000000000000000000000000
16	00000000000000000100001110000000000000000000000000000000000000010000000000000010000000000000000000000000000000001010010011110000000100100000010
17	00000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000010000
18	10000000000000000000000100000000000000000000000000000000000000000000000000000000000001100000000000100000
19	00000000000000000000000100000000000000000000000000000000000100000000000000000000000101100000000000000000
20	00000000000000000000001100000000000000000000000000000000100000000000000001010000000000000000000000000000
21	00000000000000000000001010000000000000000000000000000000000000000000000000000000000101100000000000100000
22	00000000000000000000000000000000000000000000000100000000000000000000000000000000000000000000000000000000
23	00000000000000000000000000000000000000010000000000000000000000000000000110000000100000000000000000000000000
24	00000000000000000000000000000001000000011000000100000000000010000001100000001000100100000000000000000000
25	00000000000011000010000010000001000000000000000100000000000000000000000110000000100001100000000000000000000000000000000010
26	00000000000011010000000000100000000000001000000010000000000001001100000001100000001000100000000000000000000000000000000010010
27	00000000000001000000000000000001000000000000000000000000000000010000000100000000000000000000000000000100000000000000000000000
28	00000000000010100110000000110001000000010000010100000000000000000000000010000000001000011010000000000000000000000000000000000
29	00000000000001000101001010100001000000000000000100000000010011000000011110000000100100000000000000000010110100100000000000
30	00000010000000110010001010100000000000000000000101100000000010000000001000000010000100100000000010000100100
31	11111111111111111111111111111111111111111111111111111111111111111111111111111111111111111111111111111111
32	10011011100001000110010100100001111011111101011110000100000011000010100100000101010010110110010110101111
33	00000000000000000000000000000000000000000000000000000000000010000000000000000000000000000000000000000000
34	00000000000000010110000000000000000000000000010100000000010000000000000000000101000001000000000000000010
35	00000000000000000000000000000000000000000010000100000000000010000000000000001100000000000000000000100000
36	00000001000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000100000000100000000000000000000000000
37	00000000000000000110000000000000000000100000000000000000000000000000000000000000000000000000000100100010
38	00000000001000010000000100100000000000001000100000000000000000000000000000000100100001010000000000100100000
39	00001101001101010110110000101000010000100011010000000111000010100010110100001101000001100011011110111110
40	00010010000010010000000001000000000000010000000100000000000000000000100000001000000000000001100000010010
41	00000000000000000100000001000000000000000000000000000000000000000001000000000000000000000000000000000000
42	00000000000100000000000000001000000000101000000000000000000000001011000100011100000000000000010100000100
43	00000100000000000000000000000000010000000000000000000000000110000000100000001000000000000000000000000000
44	10010000000100010010000000101000000000101101000000000000000000001011000000110100011001001000010010100000
45	00000000000100000001000100000000000000000010000000000000000000000000000000000000000000000000001000000000
46	00001000000000000000000000000000000000000010000000000001000000100001000000001000000000000000000010000000000
47	00000100000000000000000000000000000000000000010000000000000010000000000000001000000000000000000000000000
48	00000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000100000000000000000000000
49	00000000000000000000000010000000000000000000000000000000000001000000000000000000000000000000000000010000
50	00000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000100000001000000000000000000000000000
51	00000100000000000000000000000000000000000000000100000000000000000000000000000000000000000000000000000000
52	00010101000000000000000000000000001000111000000010000000000000000000110000000100000000000000000000000000
53	00000100000000000000000000000000001000011000000100000000000110000000100000001000001101100000000000000000
54	00000000000000000000000000000000000000010010000000000000000000000000000000001000000101000000000000000000
55	00000000000000000000000000000000000000000000000100000000000000000000000000000000000000000000000000000000
56	00000000000000000000000000000000000000000100000000000000000000000001000010100100000101000000000000000000
57	00000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000100100001101000000000000000000
58	00000000000000000000000010000000000000000000000000000000010000000000000000100100000000000000000000000000

Continuación Anexo 1.

59	00000000000000000000001010000000001000000000000000000000000000000000000000000001000011100000000000000000
60	00000000000001000010000010000001000000010000000000000000010000000000000000000000000110100000000001000000
61	00000000000100001010000110001100001001001110000000000000010000001000010000010100000000100000000101000000
62	00000000000000000000001000000000010010100000000000000010001001100010001010110000110000000000000000000000
63	00000000000001000000000100011000001000000000000010000000001000000000010001000100000000100000000100000000
64	00000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000011000000000000000000000000
65	00000100000000000010000000000000000100001100000010000010001001100000001000000010000011110000000000000000
66	00000000000000100000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000
67	00000000000000010010000000000000000000010000000100000000000000000000010000000000000011100000000000000000
68	00000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000001000000000000000000
69	00000000000100000000000010000000001000001110000000000000000000000100000010000101010000001000000000010000 0110
70	00000000000001000010000010010000001000001000000000000000100010001001000010001100001101000000000100000000
71	00000000000001000110000110010000001000000000000000000000100000001001000000000100001101000000000100000110
72	00000000000001000100000000001000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000
73	00000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000100000100000000000000000000000
74	00000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000010000
75	00000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000001000000000000000000100000000000000010100
76	00000000000000000000000000000000000000000000010000000000000001000000000000000000000000000000000000000000
77	00000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000100000000000000000000000000
78	00000000000000000000000000000000000000000000010000000000010000000000000000000100000010000000000000000000
79	00001100000001000110000000111000101001000010001000001111100001101010110000101110000010101010011111111110
80	00000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000010000000000000000000
81	00000000000001000000000000000000000000000000000000000000000001000000000000100010000000000000000001110100
82	00000000000101000000000100110100001000000000101000000000000000010000100001000001010001001000000000010110
83	00000000000000010001010000010000000000000000000000000000000000001001000000000110000000000000000001000000 00
84	00000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000010000000000000000000000000000
85	00000000000110000000000000000000000000000000000000000000000000100000000000001000000000000000000000000000 0
86	00000000000000000000000000000000000000000000010000000000000000000000000000000000000000000000000000000000
87	00000000000111000000000000000000000000000000010000000000000000000000000000010000000010000000000000000000
88	00000000000110000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000010000000100000000000000000000
89	00000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000010000000000000000000
90	00000000000000000000000000000000000000000000001000000000000000000000000000010000000000000000000000000000
91	00000000000010001000000001000011000000001010000000000000100100000011000000000000100000000000000000000001000000
92	00000000000010000000001000001100000000000100000000000000000000000000110001010001011000000010000000000101000100
93	00000000000100001010101010001110001000011100000100000100100000000000100011010000011000000010000000000101000000
94	10000000000000001010100000000100000000000000000000000000000000001001000000000000000000000000010000000000
95	10000000000000000000100000000000000000001000000100000100000000001000100000000100000010000000000000000000
96	00001000000000000000100010101000000000000100001110000111000000100001100000000000100001000001000000110110000
97	00000000000100001000100000001110110101101010000010000011100000000101101010001110000010000000001001011 0110
98	01000000000100001000000000000000000000000000000000000100000000001000000000000000000010000000000100000000
99	10001000000000000000000000000000010000000000100000000000000000000000001110000000000000000110100000011010000 0
100	00000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000010
101	00000000000001000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000
102	00000000000000000000000000000000000000000000010000000000000000000000000000000000000000000000000000000000
103	00000000000110100000000000000010000000010000101000000000000000000000000000000100000010000000000000000000
104	00000000000000000000000000000000000000000000010000000000000000000000000000000000000000000000000000000000
105	00000000000000000000000010001000000000000000000000000000000000000000010000000000000000000000000000000000 0
106	00000000000001000000000000000000000000000000000000000000000000000000100000000000000000000000000000000000
107	00000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000010000000000000000000
108	00000000000000000000000000000000000000010001000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000
109	00000000000000100000000000000000000000000000010100000000000000000000000000000000000000000000000000000000
110	00000000000001000000000010001001000000000000010100000000000000000000110000000100000010100000000000000000
111	00000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000010000000000000000
112	00000000000001000000000000000000000000000000000000000000000000000000100000000000000010000000000000000000
113	00000000000001000000000000000000000000000000000000000000000000000000100000000000000000000000000000000000
114	00000000000001000000000000000000000000000000000000000000000000000100110001000100000010000000000000000000
115	00000000000001000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000010000000000000000000
116	00000000000001000000000000001000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000
117	00000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000010000000000000000000